

理学博士 牧野富太郎創始

主幹 薬学博士 朝比奈泰彦

植 物 研 究 雜 誌

THE JOURNAL OF JAPANESE BOTANY

第 25 卷 第 6 號 (通卷第 269 號) 昭和 25 年 7 月発行

Vol. XXV. No. 6. June 1950

前 川 文 夫:^{*} 類葉と葉態とについて^{**}

Fumio MAEKAWA^{*}: Leaf classes and leaf phases.

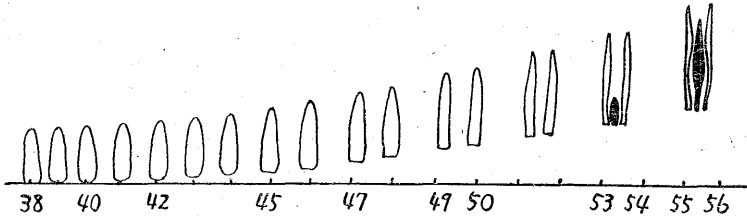
著者は托葉の起源に關して (文献 1, 以下準ず) 述べ, 文中に於て類葉の概念の設定に論及した。又別にイチヨウの葉と花序とを通ずる形態の様式とハナワラビ類のそれとの類似を述べ(2), その類縁の可能性と共に一つの葉の形式 (類葉に當る) であることを論じた。其後竹内正幸, 古谷雅樹兩君と共にするこの研究の進展につれていくつかの類型を區別して置くことが必要且つ便宜であると益々思われるに到つたので一應それを記して今後の報文の便に資したいと思うのである。

類葉 (leaf class) とはそのものの現在示す形態 (これを葉態 leaf phase という) とは無關係なものであつて, 個體發生上相同性を追求しうる一群の葉を稱して一つの類 (class) に屬するものと見るのである。たとえばケヤキを例にとれば, その腋芽が伸びてその上に多數の葉がつく時, 最初は前葉一對, ついで鱗片葉と稱する形態のものがはじめ對生し, やがてコクサギ型葉序に並ぶ。これは葉態を異にするだけで類葉は同一である。更に枝の上部には突然小形の葉身を示した尋常葉がついているが, その尋常葉の托葉は發生上, 鱗片葉及び前葉の葉態を示した一つの類葉の延長であつて, これを S 類葉 (鱗片 scale の葉態を採ることが最も多いのでその頭文字 S を採用した。しかし鱗片葉であるということはどこまでも葉態の一つの段階であつて類葉そのものではないのである。) として纏めることができる。これに反して葉身の葉態を持つた葉の部分は少くとも現在に關する限り, これは S 類葉とは別個の存在であつて別に一つの類葉とした方がよくわかる。或は將來 S 類葉の第何次かの變轉をしたものであるというようなことがわかるかも知れないがそれ迄は少くとも區別して置きたい。この可能性はタカトウダイ科のカキバカンコノキ (*Glochidion hongkongense*) や中支産の *Glochidion puberum* の長枝上の托葉と鱗片葉との關係から類推しうるのであるが, これは改めて報ずる。この類葉は foliage leaf であることが多いので, その頭文字を採つて F 類葉とする。

^{*} 東京大學理學部植物學教室 Botanical Institute, Faculty of Science, University of Tokyo.

^{**} 文部省科學研究交付金による研究の一部である

第 1 圖はアカガシの或る腋芽の一部分の S 類葉と F 類葉とを多分に模型的に排列したものであつて白いのが S 類葉であり、黒いのが F 類葉である。はじめは S 類葉のみが順次に徐々の変化を見せながら並んでいるが、二個ずつの組が出来て来て、いよいよ



第 1 圖 アカガシ (*Cyclobalanopsis acuta*) の 2 つの類葉の結合の仕方を模式的に示したもの。芽の鱗片をほどいて左から右に並べてある。白いのは S 類葉で黒いのは F 類葉である。番號は前葉を除いた次の葉からの番號でこの場合はある一例であつて、第 53 番と第 54 番の間に急に F 類葉が挿入されているが、常にこの番號の處に入るとは限らない。

對になるとそこに F 類葉の挿入がはじまり、以後は SFS といふ組 (set) を作つて行き、組が枝上で先に位置するものになる程 S 類葉の發達は悪くしかも早落性となり、反對に F 類葉はますます良好な發達を呈し、一見したところでは葉は F 類葉のみであるかの様相を呈し、同時に亦鱗片葉から尋常葉への推移も單なる一類葉の葉態の變化に過ぎないように見えるのであるが、實際には上述の如き二つの異なる類葉の特殊の組の作り方として表現されている。

クスノキ科の種類、クロモジ、シロモジなどでは腋芽の開舒に當つて鱗片葉態の葉から漸次に、しかしかなりの不連続さで變形をしつゝ尋常葉の葉身に移行する。この場合には托葉はなく、一つの型の類葉の種々なる葉態の呈示であるとみられるのである。この類葉が S と同じか或は F と同じか、或は更に又別個の類葉であるかは今の處決し難いのである。そこで暫定的にこの種の双子葉類に於ける葉を一つの類葉として D 類葉と名づけて置く。そして基準としてはニシキギ、レンギョウ、リンドウ、ツクバネなどの單隙であると共に對生であり、鱗片葉態から尋常葉態にかわる時に後者が前者の基脚に追加されるものを探ることにする。多葉隙のものは葉隙數を附記してたとえばモミジは一般に三葉隙だから 3D という風に表わす。次に G 類葉がある。これはイチヨウ (*Ginkgo*) の葉に最も明瞭のものであり莖的傾向 (canline tendency) の殘存が著しいものであつて、二又分枝による枝性器官の葉面化である。その二又分枝である點で、イチヨウのいわゆる花梗も亦この G 類葉と考へたい。要するに葉はその葉身的葉態であるのに反して、花梗は花としての形態を探っているに過ぎないので、廣い意味での葉態の一つとして扱えるのである。この類葉はハナヤスリ科にも見出される外に、被子植物にも見出されるに到つた。たとえば Bailey, Swamy 兩氏 (3) が報じた *Austrobaileya*

なる特殊の属は尋常葉の中肋が二條の管束の並走するものから成立している。兩氏はかかる形態の葉について Monimiaceae, Lactoridaceae, チャラン科等にも類似するもののあることを論じたる以外に、特にその意義に觸れなかつたのであるが、著者の見るところでは、これは G 類葉に於ける二分分枝の形態が尋常葉一般における介生成長による變化を受けたために生じたものであるとの解釋を加え得るものであつて、被子植物のいわゆる進化の度の低いとされた部門における G 類葉の殘存は被子植物の葉、F 及 D 兩類葉の起源に大きな関係があることを暗示している。(補註 1)

單子葉類の葉は雙子葉類のそれとは違つていて、嚴密な意義での葉隙を作つて莖より分離するものではなく、多條なる不齊中心柱の各條がいくつかずつ集つてはずれて來るものに過ぎないから雙子葉類とは一應區別した方がよい。それでその各條の集團したものを以て M 類葉とする。この文字は單子葉類 Monocotyledoneae の頭文字をとる。なお葉舌、幼葉鞘などの附屬物は S 類葉である可能性が高い。

裸子植物はイチヨウがすでに特殊であつた如く、いくつかの類葉を含む可能性がある。ソテツの如き、針葉樹の如き、共に同一には論じ難い。前者はシダ類一般と通ずるが如く見えるが分離した管束がいわゆるソテツ型の排列をして多葉隙であり他と異なるから C 類葉として置く。一方の針葉樹類のそれは原則として単一の葉隙であつて D 類葉に扱つてよさそうだが、短枝の發達のよい種類(マツなど)を除いては葉に腋芽を伴うことが少なく又他面には鱗片葉態からたとえ尋常葉となつても針狀乃至鱗片葉的であつて、これらの點からは恐らく S 類葉と見てよいであろう。しかし慎重を期して、A 類葉(Acicular 針狀から採る)として區別して置く。

シダ類の内、薄囊シダ類は二分分枝の一方の枝であると思得るものがある點から G 類葉である。

以上類葉を整理すると下の表の如くなる。

類葉 leaf class の種類.

それを有する群.

G class leaf	Ginkgoariae, Eusporangiatae, Angiospermae (Austrobaileyaceae, (?) Monimiaceae, (?) Chloranthaceae) Leptosporangiatae.
S class leaf	Dicotyledoneae (Fagales, Urticales), Equisetariae, Monocotyledoneae.
F class leaf	Dicotyledoneae (Fagales, Urticales)
D class leaf	Dicotyledoneae.
M class leaf	Monocotyledoneae.
C class leaf	Cycadariae.
A class leaf	Coniferae, Lycopodiariae (?)

次に葉態 (leaf phase) とは葉の起源を持つものが夫々現實に示しているところの

構造と機能との両面を併せて示す状態を云う。それには次の如きものが見出される。葉態は略記號においてはこれを小文字で示し、類葉の大文字と一見類別し易くする。

葉態の種類	略記號	
鱗片葉態	scaly phase	sc 鱗片狀で保護機能を主とする。
尋常葉態	laminal phase	la 尋常葉的、但し針狀を呈するものは除く。
萼様葉態	calyx phase	ka 萼又は萼的のもの。
花冠葉態	corollal phase	cr 花冠又は花冠様の花被。
雄蕊葉態	staminate phase	an 雄蕊又はその變形。
心皮葉態	carpellate phase	cp 心皮、又はその變形。
苞狀葉態	bracteal phase	br 苞、小苞、總苞。
托葉葉態	stipular phase	st 托葉又はその變形。
子葉葉態	cotyledonary phase	ct 子葉。
珠皮葉態	integumental phase	in 葉の起源の珠皮。
針狀葉態	acicular phase	ac 特に針様、或は鱗片様の營養葉。
造胞葉態	sporogenous phase	sp 雌雄性を區別し得ない胞子が附着しているもの。

以上 12 種の葉態を區別しうる。(補註 2)

さて類葉と葉態とをどの様に使用するかについて少し實例を示して置きたい。

先ず類葉と葉態との結びつけには次の様な約束をきめる。先に類葉を大文字で書き、これにその葉態を小文字であとへつづける。ツクバネの芽の鱗片葉は D 類葉の鱗片葉態即ち sc の對生である。それで Dsc を以て記す。sc を特に小型の文字にはしない。ケヤキの鱗片葉は明らかに S 類葉のそれであるから Ssc である。一つの節又はそれに集中していると解しうる葉を組 (set) とみなして記述の單位にする。一つの節に集中していると解しうるものでありながら、實際には莖面上で上下にはなれてついている時には上方にあるものを先に書き、下方にあるものを次に書く。そして兩者を + で結ぶ。たとえばイチジクの類の葉は葉身の挿入点よりは少しく上方に離れて托葉がある。従つて恐らく S 類葉と F 類葉とから成るであらう。これは Sst Sst+Fla と書く。一節に於て莖の放射線の方向にある排列の場合とも合わすためであつて、この時には内側のものを先に、外側のものを後にして同じく + 印で結ぶが、その上に兩者を大括弧で圍んで置く。上述の葉の場合に托葉が F と接近してしかもその内方にある場合に當り [Sst Sst+Fla] となる。更に S が葉前托葉にでもなつているならば總着を小括弧で示し [(Sst Sst)+Fla] となる。

莖の切線方向或は圓周方向に一節上に並んでいる時には左右いずれか一方から文字を連ねて書く。ケヤキの葉は 2 托葉と 1 葉身とから成り、Sst Fla Sst として表現できる。この場合は結合の符號を用いない。

一見一個の葉であるが類葉或は葉態を異にすることの明らかな二個以上の部分が放射線の方向につづいている時には基脚に近い方からこれを記してその間を一印で結ぶ。たとえばツクバネの葉は鱗片葉態の部分が先端にありその下方にひろい葉身部が介生的に形成されている。従つて Dla-Dsc か Dla-Dsc である。一単元の葉態の變化とすれば前者であり、二単元の結びつきとすれば後者である。

以上で大體の規準が決まつた。二三の例をあげよう。

ケヤキの葉ははじめ Ssc, 後に Sst Fla Sst となる。

マツの葉は長枝上では Asc (或は Ssc) であるが、短枝上には Aac 又は Sac が 1~5 個輪生している。雄の花序では Aan が集つて毬状をなし、雌の花序では [(Acp + Abr)] でしかもはじめの A とあとの A とでは次が異つていると考えられる。

イチヨウの鱗片葉は恐らく (Ssc Gsc Ssc) であり、尋常葉は (Ssc Gla Ssc) であつて Ssc は葉柄と葉身との附着部附近の兩側にうすい膜となつて残つている。花梗を伴つた一組の葉では [Gcp+(Ssc Gla Ssc)] である。

ハナワラビでは [Gsp+Gla] であるが、種により、又オオハナワラビの如きはその産地が南方に向う程 [(Gsp+Gla)] の葉柄の癒着度が高いが、これは癒着と解するよりもむしろ G[(sp+la)] としてその綜合部分が長いと見た方がよい。

サクラでは Dst Dla Dst であるがこれが Dst, la, st 即ち一葉の分化であるか、又は Sst Fla Sst の如きケヤキに類するものから導かれたかは今後決められるべき問題である。

花部の解析は尋常葉における困難に更に輪をかけているので、尋常葉を片附けてから花葉に入つて行きたい。それでこゝには例をあげないが、モクセイ科の如きは恐らく最簡の場合の一つであつて、Dsc→Dla→Dbr→Dka→Dcr→Dan→Dep であろう。大部分の種類はもつと複雑であろうこと想像に難くない。

補註 1. Bailey 及 Swamy 兩氏が *Austrobaileya* その他のかゝる中肋が 2 本に分れているものに對して探つている見解では、2 つの別々の管束條 (two discrete strands) が 1 つの葉隙から出て葉身の中央を並んで走り、ある場合には先端に至るまで合しないが、多くの葉では大抵中央邊まではなれていて、そして 1 本に合着すると述べている。即ちこれを 1 本の管束の二分分枝ではなく、2 本の癒着であると見ているのである。

私はこの點を重大な見解の相違とみる。なるほど一寸見たところでは二分分枝とは考えられない。しかし G 類葉の明瞭な二分分枝をイチヨウにみた眼でみると、イチヨウの果梗及花梗をつけた葉との一組と、完全に癒着してしまつた外觀を呈するとはいへ、*Austrobaileya* の雄蕊及雌蕊の管束の走行とはその重要點に於てたゞ一點を除き全く一致している。雄蕊藥隔、及び雌蕊の心皮壁はいずれも基脚は 2 本、上半部は 1 本の管束が走つてイチヨウの葉身に匹敵し、癒着した粉嚢 2 個、又雌蕊の胎座 2 個は夫々 1 本ずつの管束が藥隔或は心皮壁の夫々基脚から分岐して並走し、同じくイチヨウの雌の

果梗に匹敵する。二又分枝の著しいイチヨウでも徒長枝では同じくこの *Austrobaileya* の如く一葉隙の兩側から管束條の 1 本ずつが分れてくるのであるが、その上に 2 節位下からこの傾向は現われていて、いわば恐ろしく長い葉隙を作っている。イチヨウと *Austrobaileya* とのたゞ一つの重要な不一致點はこの 2 本の管束條が遂に合着した形にならぬかなるかである。だがイチヨウの葉は頂端生長であるのに、被子植物一般は葉脚に於て介生生長をなす點を考えると、この不一致は容易に除かれる。即ちイチヨウでは葉の基脚が古く先が新しく、従つて先の方に後の二又分枝を生ずるが、後者は基脚が新しく葉先が却つて古く、従つて其の方に後の二又分枝を生ずるためにでき上つてしまえば 2 本が先で合着するようになる。私は被子植物の葉の發生をも考慮に入れて上述の如き型式の葉は G 類葉と見做したい。

補註 2. 葉態の細分については特に説明を要しないが、たゞ珠皮葉態 *integumental phase* について少しく述べる。これはジュラ紀に發見された最初の被子植物といわれる *Caytonia* の胚珠について創定したものである。丸く膨らんだいわゆる心皮の中に坑道狀に花粉の入る道があつて數本に分れ、分岐した各坑道の終點に 1 枚の珠皮を持つ胚珠がある。雌性化の傾向としての少數化を加えると、この胚珠が 1 個となり、しかもいわゆる心皮がそのまま残れば、こゝに 2 珠皮の普通の胚珠ができる。この見解に従えば *Caytonia* は内側の珠皮は本來（恐らく包膜性）のもので、その意味ではその外を心皮で包まれた被子狀態であるが、二珠皮性胚珠を以て被子植物の一般的狀態とすれば、第二次の裸子であり、いわゆる被子植物は二重の被子であると見られる。従つて 2 枚の珠皮の胚珠では、内側と外側とで起源を異にし、内側のは包膜性外側のは胚珠をつけた葉そのものである。1 枚のものでは上記のいずれかである。この意味で珠皮葉態を設けた。

Résumé

Leaf class is the conception of the unit of strictly homologous series of leaves, while leaf phase means the morphological and functional conditions of them. Both are often combined or fused together, but shall be discriminated as two different categories.

The former are G, S, F, D, M, C, and A, while the latter are sc, la, ka, cr, an, cp, br, st, ct, in, ac and sp, all of them are enumerated in the above-mentioned tables.

文 献

- 1) 前川 文 夫: 托葉起源論 生物科學 1: 65—74 (1949)
- 2) „ : イチヨウの二又分枝とその意義 植物研究雑誌 23: 119—124 (1948)
- 3) Bailey, I.W. et Swamy, B.G.L. The morphology and relationships of *Austrobaileya*. Journ. Arnold Arboret, 30: 211—216 t. 1—7 (1949)